

ANA PAULA FERREIRA

**Efeito das ondas de calor na produtividade primária e secundária das
comunidades de macroalgas e anfípodes**

Relatório de Pós-doutorado realizado na
Universidade Estadual Paulista (UNESP),
Instituto de Biociências, Campus do
Litoral Paulista, São Vicente.

Supervisora: Prof. Dra. Tania Marcia Costa

CAPES- Processo nº88881.593691/2020-0

São Vicente - SP

2025

ATIVIDADES DESENVOLVIDAS

1.1 Disciplinas ministradas

Durante o período do pós doutorado, a bolsista ministrou, em colaboração com outros pesquisadores, 7 disciplinas condensadas, em dois Programas de Pós Graduação da Universidade Estadual Paulista. O nome das disciplinas, o período e a carga horária total e a ministra pela bolsista estão na lista abaixo.

- Disciplina: Os efeitos das mudanças do clima sobre os ambientes e os organismos marinhos. Oferecimento: Programa de Pós graduação de Biodiversidade em Ambientes Costeiros. Ano: 2023. Carga horária total: 45. Carga horária ministrada pela bolsista: 10
- Disciplina: Um mundo em mudanças: rompendo paradigmas na ecologia. Programa de Pós graduação de Biodiversidade em Ambientes Costeiros. Ano: 2023. Carga horária total: 45. Carga horária ministrada pela bolsista: 15
- Disciplina: Um mundo em mudanças: rompendo paradigmas na ecologia. Programa de Pós graduação de Biodiversidade em Ambientes Costeiros. Ano: 2024. Carga horária total: 45. Carga horária ministrada pela bolsista: 15
- Disciplina: Estudos ecológicos em ambientes costeiros: da pergunta a divulgação dos resultados. Programa de Pós graduação de Biodiversidade em Ambientes Costeiros. Ano: 2024. Carga horária total: 60. Carga horária ministrada pela bolsista: 12
- Disciplina: Tópicos Especiais: Seminários sobre as linhas de pesquisa no CLP. Programa de Pós graduação de Biodiversidade em Ambientes Costeiros. Ano: 2024. Carga horária total: 45. Carga horária ministrada pela bolsista: 30
- Disciplina: Os efeitos das mudanças do clima sobre os ambientes e os organismos marinhos. Programa de Pós graduação em Zoologia (Unesp-Botucatu). Ano: 2023. Carga horária total: 45. Carga horária ministrada pela bolsista: 10
- Disciplina: Aquatic Biology: Biodiversity in Coastal Ecosystems. Programa de Pós graduação em Zoologia (Unesp-Botucatu). Ano: 2024. A disciplina foi ministrada em inglês devido aos alunos estrangeiros em parceria com a Virginia Commonwealth University. Carga horária total: 360. Carga horária ministrada pela bolsista: 120

1.2 Aulas na graduação

Durante o período do pós doutorado, a bolsista ministrou algumas aulas para disciplinas da graduação no curso de Bacharelado em Ciências Biológicas na Universidade Estadual Paulista- campus do litoral Paulista e na Universidade Estadual de Campinas. O título das aulas, o nome das disciplinas em que foi ministrada e o período está na lista abaixo.

- Algas: Biodiversidade e funcionamento de ecossistemas marinhos e costeiro. Aula ministrada na disciplina de Aquicultura, Unesp- CLP, 2024
- Biodiversidade e o funcionamento de ecossistemas. Aula ministrada na disciplina de Sistemas Estuarinos, Unesp- CLP, 2024
- Algas: Biodiversidade e funcionamento de ecossistemas marinhos e costeiro. Aula ministrada na disciplina de Aquicultura, Unesp- CLP, 2023
- Biodiversidade e o funcionamento de ecossistemas. Aula ministrada na disciplina de Sistemas Estuarinos, Unesp- CLP, 2023.
- A fauna de invertebrados associados a macroalgas frente às mudanças climáticas. Aula ministrada na disciplina Tópicos de Zoologia de Invertebrados no curso de Bacharelado em Ciência Biológicas da Universidade Estadual de Campinas, 2023.

1.3 Participação em eventos científicos

A bolsista participou de 7 eventos científicos, dentre simpósios e congressos, visando estar sempre atualizada dos principais trabalhos sendo desenvolvidos em sua área, bem como para apresentar resultados parciais da sua pesquisa. O nome dos eventos, a modalidade, período e a categoria (painel ou oral) estão apresentados na lista abaixo:

- I Encontro de Mulheres na Ecologia: Visibilidades e Perspectivas, Agosto/2023. Online
- I Simpósio de Mulheres na Carcinologia, Outubro/2023. Online. Apresentação oral.
- III Simpósio de Biodiversidade de Ambientes Costeiros: 28ª Conferência das Nações Unidas sobre as mudanças climáticas (COP28), Setembro/2023. São Vicente/SP. Apresentação oral.
- XIX Semana da Biologia Marinha e Gerenciamento Costeiro, Setembro/2023. São Vicente/SP. Apresentação oral.
- XXI Simpósio de Biologia Marinha, Novembro/2023. São Sebastião/SP. Apresentação oral.
- 1º Workshop em divulgação científica e educação na ficologia, Outubro/ 2024. Online

- Encontro Recifal Brasileiro, Maio/2024. Niterói/RJ. Apresentação oral e painel.
- XII Congresso Brasileiro sobre Crustáceos, Novembro/2024. Uberlândia/ MG. Apresentação oral e painel.

1.4 Organização de eventos científicos

A bolsista organizou o XII Congresso Brasileiro sobre Crustáceos, que foi realizado na cidade de Uberlândia em nov/2024. A bolsista também foi membro da Comissão Científica e avaliadora de resumos, painéis e apresentações orais, Carga horária: 260 horas.

1.5 Trabalho apresentados em eventos científicos

Durante o período do pós-doutorado, foram submetidos e apresentados 9 trabalhos em eventos científicos com a participação da bolsista (como autora ou co-autora). Os títulos dos trabalhos apresentados, o nome dos eventos e o período estão na lista abaixo:

- Efeito da diversidade e do aumento da temperatura na interação entre anfípodes e macroalgas. Apresentado no I Simpósio de Mulheres na Carcinologia, 2023. Autores: **Ana Paula Ferreira**, Alexandre Luiz Arvigo, Aynara Ribeiro de Andrade, Caio Akira Miyai, Caio Augusto de Paula, Carolina Mendes Deotti Loures, Eduardo Kenyu Okido Matsumoto, Glauco Barreto de Oliveira Machado, Tania Marcia Costa. Apresentação oral.
- Efeitos do aquecimento oceânico nas relações de consumo entre algas e seus anfípodes associados. Apresentado no III Simpósio de Biodiversidade de Ambientes Costeiros: 28ª Conferência das Nações Unidas sobre as mudanças climáticas (COP28), 2023. Autores: Ana Paula Ferreira, Tania Marcia Costa. Apresentação oral.
- Loss of host macroalgal diversity affects the associated amphipod assemblage. Apresentado no XXI Simpósio de Biologia Marinha, 2023. Autores: Ana Paula Ferreira, Glauco Barreto de Oliveira Machado, Fosca Pedini Pereira Leite. Apresentação oral.
- A ressurgência em Arraial do Cabo pode atuar como um refúgio para *Ulva lactuca* (ULVALES, CHLOROPHYTA) em um cenário de aquecimento global? Apresentado no XV Encontro de Bioincrustação, Ecologia Bêntica e Biotecnologia Marinha, 2023. Autores: Nuno Tavares Martins, André Vinicius Fonseca de Faria, Ana Paula Ferreira, Carlos Frederico Gurgel, Estela Maria Plastino. Apresentação oral.

- A distribuição das espécies de caranguejos chama-marés pode ser influenciada pelos diferentes morfotipos de quelípodos hipertrofiados?. Apresentado no Congresso Brasileiro sobre Crustaceos, 2024. Autores: Ana Carolina Francelino, Fernando Rafael De Grande, Ana Paula Ferreira, Tania Marcia Costa. Apresentação oral.
- Cultivo em laboratório de *Cymadusa filosa* SAVIGNY, 1816 (Crustacea:Amphipoda) para potencial uso na aquicultura. Apresentado no Congresso Brasileiro sobre Crustaceos, 2024. Autores: Matsumoto, Eduardo Kenyu Okido Matsumoto, Ana Caroline Oliveira Bastos, Ana Paula Ferreira, Alexandre Luiz Arvigo, Caio Akira Miyai, Glauco Barreto de Oliveira Machado, Tania Marcia Costa. Apresentação oral.
- Efeitos da sazonalidade e da complexidade estrutural de macroalgas na fauna associada. Apresentado no Encontro Recifal Brasileiro, 2024. Autores: Leonardo Cirillo, Glauco Barreto de Oliveira Machado, Fosca Pedini Pereira Leite, Ana Paula Ferreira. Painel.
- Intensidade agonística e aquisição de recursos alimentares durante a competição intraespecífica em cenários climáticos futuros. Apresentado no Congresso Brasileiro sobre Crustaceos, 2024. Autores: Leonardo Cirillo, Eduardo Kenyu Okido Matsumoto, Ana Paula Ferreira, Alexandre Luiz Arvigo, Caio Akira Miyai, Tania Marcia Costa. Painel.
- Os efeitos das ondas de calor marinhas nas relações de consumo e na produtividade primária. Apresentado no Encontro Recifal Brasileiro, 2024. Autores: Ana Paula Ferreira, Ana Carolina Francelino, Tania Marcia Costa. Apresentação oral.

1.5 Orientações

Durante o período do projeto, a bolsista co-orientou a discente de graduação Ana Carolina Francelino, durante seu Trabalho de Conclusão de Curso intitulado “A variação morfológica dos quelípodos hipertrofiados entre as espécies de chama-marés pode influenciar na ocupação de diferentes nichos térmicos?”. A pesquisa do TCC foi realizada na Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita- Campus do litoral Paulista, durante os meses de janeiro a dezembro de 2024. Ao orientar TCCs, você amplia o escopo e a aplicabilidade das suas pesquisas de pós-doutorado. Os resultados desses trabalhos podem complementar seu próprio projeto e abrir novas frentes de investigação, além disso, fortalece relações de parceria dentro do grupo de pesquisa no qual a bolsista está inserida. Para a bolsista, a orientação de TCC é uma excelente oportunidade para aprimorar suas habilidades como orientadora. Orientar estudantes desenvolve a

capacidade de liderar projetos, comunicar ideias complexas e aprimorar a capacidade de ensinar, características importantes e desejáveis para uma pós-doutora e futura docente.

1.6 Produção científica

1.6.1 Artigos publicados

Durante o período do projeto, a bolsista publicou um artigo científico referente ao seu trabalho de doutorado. Ferreira, Ana Paula; Leite, Fosca Pedine Pereira and Machado, Glauco Barreto de Oliveira. 2024. Macroalgal diversity drives abundance and richness of amphipod community. Publicado em Estuarine, Coastal and Shelf Science (<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2024.109091>).

1.6.2 Manuscritos submetidos para publicação

Durante o período da bolsa, foram finalizados e submetidos 4 manuscritos, sendo 3 como primeira autora e 1 em colaboração com docentes e discentes da Universidade de São Paulo (USP). Dentre os manuscritos de primeira autoria, dois são produtos diretos desse projeto de pós-doutorado e um referente aos trabalhos de doutorado da bolsista. Os manuscritos referentes ao pós-doutorado da bolsista trazem resultados sobre os efeitos das ondas de calor marinhas nas relações de consumo e na produtividade primária e secundária de ecossistemas costeiros. Esses resultados contribuíram significativamente para compreensão do efeito das mudanças no clima, principalmente eventos extremos como as ondas de calor marinhas, no funcionamento dos ecossistemas marinhos. Esses resultados são ainda mais significativos considerando que poucos estudos são realizados nas regiões tropicais e subtropicais com bancos de macroalgas, portanto esses resultados vieram contribuir com essa lacuna do conhecimento. O título dos manuscritos, a revista para o qual foram submetidos e o status atual encontram-se na lista abaixo:

- Título: When temperature increase meets biodiversity loss: Unraveling the dynamics of Amphipod- Macroalgae interaction – Submetido em 13/12/2024 para **Marine Environmental Research** (status: under review). Autores: **Ana Paula Ferreira**, Alexandre Luiz Arvigo, Aynara Ribeiro de Andrade, Caio Akira Miyai, Caio Augusto Paula, Carolina Mendes Deotti Loures, Eduardo Kenyu Okido Matsumoto, Glauco

Barreto de Oliveira Machado, Tânia Marcia Costa

- Título: Effects of marine heatwaves on primary and secondary production in macroalgae-amphipod systems. Submetido em 30/01/2025 para **Marine Ecology Progress Series**. Autores: **Ana Paula Ferreira**, Ana Carolina Francelino, Tania Marcia Costa

- Título: The effects of ocean warming and elevated CO₂ on the behavior and physiology of two sympatric mesograzers. Submetido em 09/07/2024 para **Comparative Biochemistry and Physiology, Part A** (status: major reviews). Autores: **Ana Paula Ferreira**, Glauco Barreto de Oliveira Machado, Juan Carlos Farias Pardo, Alessandra Augusto, Tania Marcia Costa, Fosca Pedine Pereira Leite.

- Título: Could seasonal upwelling act as a refugium for *Ulva lactuca* (Ulvales, Chlorophyta) in a warming scenario. Submetido em 14/08/2024 para **Brazilian Journal of Botany** (status: major reviews). Autores: Nuno Tavares Martins, André Vinicius Fonseca de Faria, **Ana Paula Ferreira**, Carlos Frederico Gurgel, Estela Maria Plastino

RELATÓRIO CIENTÍFICO

Título: Efeito das ondas de calor na produtividade primária e secundária das comunidades de macroalgas e anfípodes

RESUMO

Nos últimos séculos foi observado um incremento significativo nas concentrações de CO₂ atmosférico. Tal incremento levou a uma série de mudanças no clima, como o aumento da temperatura da água do mar e a frequência e intensidade das ondas de calor. Embora os efeitos diretos das ondas de calor sobre as macroalgas tenham sido bem estudados, as interações entre espécies em diferentes níveis tróficos que afetam o funcionamento do ecossistema permanecem pouco exploradas. O objetivo deste estudo foi investigar como as ondas de calor marinhas afetam a produtividade primária e secundária em ecossistemas marinhos. Conduzimos um experimento de mesocosmo combinando a macroalga *Sargassum filipendula* e o mesoherbívoro *Cymadusa filosa* sob dois cenários de temperatura: temperatura atual (27 °C) e um cenário de onda de calor (32 °C), com e sem herbívoros. O experimento durou 30 dias, com 5 dias de onda de calor marinha, e no final avaliamos a variação na biomassa de macroalgas e a variação na biomassa e abundância de anfípodes. Os resultados mostraram que as ondas de calor reduziram a produtividade primária e secundária, com os maiores efeitos observados nos produtores primários. A redução na produtividade primária sugere que esses eventos extremos podem comprometer a capacidade das macroalgas de sustentar a base da teia alimentar costeira e facilitar a ocorrência de uma fauna associada abundante e diversa. Assim, mudanças na biomassa de mesoherbívoros podem ter implicações significativas para níveis tróficos mais altos, afetando a dinâmica e a estabilidade dos ecossistemas marinhos. Esses resultados sugerem que as ondas de calor marinhas afetam o funcionamento dos ecossistemas marinhos reduzindo a produtividade, alterando potencialmente o fluxo de energia e matéria ao longo da cadeia alimentar e afetando os serviços ecossistêmicos, como o armazenamento de carbono por algas.

INTRODUÇÃO

Nas últimas décadas, as mudanças climáticas se intensificaram, com impactos significativos sobre organismos e ecossistemas (Graba-Landry et al. 2020, IPCC 2021, Tait et al. 2021, Peres et al. 2023). O ecossistema marinho desempenha um papel fundamental na proteção contra as mudanças climáticas, absorvendo o excesso de CO₂ e calor (Reid et al. 2009, Levin & Bris 2015), mas isso levou ao aquecimento das águas marinhas (Cheng et al. 2021, IPCC 2021). As projeções climáticas sugerem um aquecimento ainda mais pronunciado, especialmente em águas tropicais rasas (Lima & Wethey 2012, IPCC 2021), além do um aumento nas ondas de calor marinhas (Frölicher et al. 2018, Marochi et al. 2022). Essas ondas de calor são eventos extremos, definidos pelo aquecimento rápido e intenso da água do mar (Hobday et al. 2016), e espera-se que aumentem em frequência, duração e intensidade (Frölicher et al. 2018, Marin et al. 2021). Para o Brasil, as projeções indicam que a costa norte-nordeste poderá sofrer uma onda de calor permanente (uma onda de calor que dura o ano inteiro) até 2040 (Oliver et al. 2019). Essas projeções são preocupantes, especialmente para espécies tropicais e subtropicais, que estão mais próximas de seus limites fisiológicos (Sunday et al. 2012, Vinagre et al. 2018).

Esses eventos extremos afetam significativamente os organismos formadores de habitat, como corais e macrófitas marinhas (Casado-Amezúa et al. 2019, Kendrick et al. 2019, Graba-Landry et al. 2020). Os efeitos diretos das ondas de calor sobre as macroalgas têm sido extensivamente estudados (Wernberg et al. 2016a, Hansonn et al. 2020, Tait et al. 2021, Straub et al. 2022, Fabrizzi et al. 2023), incluindo: reduções ou alterações em sua distribuição (Martínez et al. 2018, Filbee-Dexter et al. 2020, Bernal-Ibanez et al. 2021), substituição de espécies formadoras de dossel por turfs (Feehan et al. 2019, Gao et al. 2021) e aumento de espécies invasoras (Straub et al. 2019, Atkinson et al. 2020). Como as florestas marinhas são sistemas altamente complexos e produtivos (Duffy et al. 2019, Wernberg & Filbee-Dexter, 2019, Pessarrodona et al. 2022), a perda ou redução da biomassa de macroalgas formadoras de dossel pode ter consequências para o funcionamento do ecossistema marinho, como a perda de serviços ecossistêmicos (Krause-Jensen & Duarte 2016, Gouvêa et al. 2020). Além disso, mudanças na fisiologia e na composição química foram observadas, como alterações nas taxas de fotossíntese (Wernberg et al. 2016b, Fabbrizzi et al. 2023), crescimento (Wang et al. 2021, Peres et

al. 2023), sobrevivência (Graba-Laundry et al. 2020, Filbee-Dexter et al. 2020), valor nutricional (Hansson et al. 2020, Urrea-Victoria et al. 2020) e defesa anti-herbivoria (Sudatti et al. 2011, Peres et al. 2023).

Embora os efeitos diretos das ondas de calor sobre as macroalgas estejam sendo estudados, efeitos mais complexos envolvendo interações entre diferentes espécies em diferentes níveis tróficos, como os mesoherbívoros, são menos investigados (Verges et al. 2014, Graba-Laundry et al. 2020). Quando espécies que atuam como elos tróficos são afetadas pelas mudanças climáticas, os impactos podem ter efeitos em cascata por toda a teia alimentar (Verges et al. 2019, Castro et al. 2024), principalmente porque as mudanças climáticas afetam a eficiência das transferências de energia dentro das teias (Pontavice et al. 2019, Eddy et al. 2021). Esses efeitos podem alterar o funcionamento dos ecossistemas marinhos, como mudanças na produtividade. Para algumas espécies, já sabemos que as mudanças climáticas estão alterando a produtividade primária das florestas de algas marinhas (Smale et al. 2020, Bernal-Ibanez et al. 2022, Castro et al. 2024) e a produtividade secundária dos mesoherbívoros (Pontavice et al. 2019, Pansch et al. 2018). As taxas metabólicas e de crescimento dos produtores primários são geralmente menos sensíveis à temperatura do que as dos consumidores (Gillooly et al. 2001). Nesse contexto, devido à teoria metabólica (Brown et al. 2004), o aquecimento pode aumentar o consumo, potencialmente causando sobrepastoreio por mesoherbívoros (Gianni et al. 2017, Zarco-Perello et al. 2017, Endo et al. 2021).

Macroalgas do gênero *Sargassum* C. Agardh, 1820 são produtoras primárias que formam extensos bancos na zona infralitoral (McCourt 1984, Széchy & Paula 2000). No entanto, as populações de *Sargassum* estão em declínio globalmente (Thibaut et al. 2005, de la Hoz et al. 2019), como observado na costa brasileira (Mayer-Pinto et al. 2012, Szechy et al. 2017, Gorman et al. 2020, Carneiro et al. 2021). Além disso, a redução da cobertura de *Sargassum* também afeta suas interações ecológicas, visto que essa macroalga abriga uma fauna associada diversa (Coleman & Wernberg 2017, Machado et al. 2019a). Nessa fauna, os anfípodes mesoherbívoros desempenham um papel fundamental, utilizando as macroalgas como refúgio e alimento (Poore et al. 2012, Machado et al. 2019a, Machado et al. 2019b). São organismos muito abundantes (Tanaka & Leite 2003; Amsler et al. 2012), contribuindo para a produtividade secundária desse sistema. São também elos tróficos (Fernandez-Gonzalez & Sanchez-Jerez 2014), regulando a biomassa das macroalgas (Poore et al. 2012, Gutow et al. 2020). Os anfípodes

também podem ser significativamente afetados pelas mudanças climáticas. Alguns estudos mostram que o aumento das temperaturas pode afetar a aptidão dos anfípodes, alterando a sua sobrevivência (Sampaio et al. 2017, Ledet et al. 2018), crescimento (Egilsdottir et al. 2009, Appelhans et al. 2014) e reprodução (Sampaio et al. 2017, Ledet et al. 2018). Além disso, mudanças no comportamento (Balloo & Appadoo 2017) e na taxa de alimentação (O'Connor 2009, Poore et al. 2013, Gilson et al. 2021) também foram documentadas.

As interações entre mesoherbívoros e macroalgas são diretamente afetadas pelo aumento da temperatura, impactando o metabolismo e as taxas de alimentação (O'Connor 2009, Poore et al. 2013). Alterações na composição química das macroalgas também podem alterar a palatabilidade, afetando indiretamente as taxas de consumo (Cruz-Riveira & Hay 2000, Van Alstyne et al. 2009). Alterações nas relações de consumo dentro de um nível trófico podem mediar a força da interação com o nível trófico adjacente (Bruno & O'Connor 2005, Poore et al. 2013, Mertens et al. 2015), modificando o controle de cima para baixo por herbívoros (O'Connor 2009, Carr & Bruno 2013, Sampaio et al. 2017). Nesse sentido, compreender como as ondas de calor afetam tanto mesoherbívoros quanto macroalgas é crucial para prever os efeitos das mudanças climáticas no funcionamento dos ecossistemas marinhos, como a produtividade primária e secundária. Embora os estudos sobre os efeitos das mudanças climáticas em macroalgas e mesoherbívoros tenham aumentado nas últimas décadas (Poore et al. 2013, Sampaio et al. 2017, Balloo & Appadoo 2017, Bui et al. 2018, Ledet et al. 2018), poucos estudos abordaram os efeitos ecossistêmicos das mudanças climáticas nesse sistema em conjunto (Bernal-Ibanez et al. 2022, Castro et al. 2024). Em sistemas de ervas marinhas, esses efeitos têm sido investigados em estudos recentes (Wernberg et al. 2010, Saha et al. 2019, Verges et al. 2019). No entanto, há uma lacuna nesse conhecimento para sistemas de macroalgas, especialmente em regiões tropicais e subtropicais.

Considerando que o *Sargassum* é um importante produtor primário e facilitador do ambiente marinho (Machado et al. 2017, Machado et al. 2019b) e que os anfípodes são importantes reguladores de conjuntos de macroalgas (Poore et al. 2012), é essencial compreender os efeitos das ondas de calor sobre esses organismos. Como os organismos interagem entre si e o resultado de suas relações ecológicas pode afetar as propriedades do ecossistema (por exemplo, produtividade, fluxo de energia), essa lacuna de conhecimento precisa ser preenchida. Isso permitirá uma compreensão mais holística dos

efeitos das ondas de calor no funcionamento do ecossistema marinho.

OBJETIVOS

Portanto, o objetivo deste estudo é compreender como as ondas de calor marinhas afetam a produtividade primária e secundária do ecossistema marinho. Esperávamos que as ondas de calor alterassem a relação de consumo entre macroalgas e anfípodes, visto que temperaturas elevadas afetam diretamente o metabolismo dos organismos. Especificamente, esse efeito seria favorável ao aumento do metabolismo fisiológico dos anfípodes, visto que temperaturas mais altas aceleram os processos metabólicos (Brown et al., 2004). Assim, esperávamos um aumento na taxa de alimentação dos anfípodes, intensificando a pressão de herbivoria no sistema, levando a uma diminuição da produtividade primária e a um aumento da produtividade secundária no sistema.

MÉTODOS

Para verificar o impacto das ondas de calor na produtividade primária e secundária do sistema, foi conduzido um experimento em mesocosmos combinando a macroalga hospedeira *Sargassum filipendula* C. Agardh, 1824 e o mesoherbívoro *Cymadusa filosa* em diferentes cenários de temperatura e herbivoria. *Cymadusa filosa* é altamente abundante em bancos de *Sargassum*, utilizando esta macroalga como refúgio e alimento (Machado et al. 2019b). Portanto, esta espécie tem sido utilizada como modelo ecológico de mesoherbívoro (Machado et al. 2017, Machado et al. 2019b) e em experimentos de mudanças climáticas (Ballo & Appadoo 2017).

2.1 Procedimentos de campo e laboratório

Macroalgas e anfípodes foram coletados na ilha do Mar Casado (23°58'29.8"S, 46°11'1.6"O), no município de Guarujá, litoral central do estado de São Paulo, Brasil. Guarujá está localizado na região metropolitana da Baixada Santista (RMBS). Esta região é uma transição entre a costa escarpada norte e a costa estuarina, com ocorrência sazonal de ondas (Mascagni et al. 2018). Esta praia possui bancos de *Sargassum* sp. na região infralitoral dos costões rochosos (Oliveira Filho & Berchez 1978). Esta ilha está em frente à região sul da Praia de Pernambuco.

Macroalgas e anfípodes foram coletados por mergulho livre utilizando sacos de

voil de malha de 0,2 mm para evitar a fuga da fauna. Enquanto na praia, as macroalgas foram lavadas em água do mar para remover a fauna e os epibiontes associados. Indivíduos de *C. filosa* foram isolados em vasos plásticos com água do mar. As macroalgas e anfípodes foram transportados para o laboratório em caixas térmicas com água do mar e gelo. No laboratório, os indivíduos de *C. filosa* foram colocados em aquários de 20 litros com água do mar filtrada e aeração constante. A sala de cultivo tinha temperatura constante de 23°C e fotoperíodo de 12 h de luz/12 h de escuro. Os anfípodes foram alimentados com folhas de macroalgas até a saciedade (ad libitum). A cada 10 dias, os anfípodes eram transferidos para aquários com água limpa para manter a qualidade do cultivo e evitar contaminação por patógenos. Os anfípodes permaneceram nos aquários de cultivo por quatro meses antes do início do experimento. Portanto, todos os indivíduos utilizados no experimento nasceram nos aquários de cultivo sob condições de controle em laboratório. Isso garante que nossos resultados reflitam as respostas fisiológicas de tolerância de cada indivíduo e não a aclimação às condições de campo. Fêmeas com ovos no marsúpio foram removidas da cultura e colocadas individualmente em vasos com água do mar e folhas de *S. filipendula* para serem monitoradas diariamente. Todos os filhotes usados no experimento nasceram com no máximo 2 dias de diferença (o nascimento foi determinado pelo dia da muda da fêmea). Cada fêmea forneceu um indivíduo para todas as repetições experimentais, evitando assim qualquer possível efeito genético. O experimento usou filhotes de 10 dias de idade. A água usada no experimento foi coletada na Praia de Pernambuco e filtrada antes do uso. As macroalgas usadas foram coletadas 3 dias antes do início dos experimentos e passaram esse período se aclimatando no laboratório. Antes dos experimentos, todas as epífitas e epibiontes foram removidas manualmente. As folhas das algas foram colocadas em água doce por 2 minutos para garantir que toda a fauna fosse removida.

2.2 Desenho experimental

O experimento teve um delineamento ortogonal combinando diferentes cenários climáticos e de herbívoros: fator climático: cenário atual (27°C) e cenário de onda de calor (32°C); fator herbívoro: presença e ausência de mesoherbívoros. A temperatura do cenário atual (27°C) corresponde à temperatura média da água do mar no verão dos últimos 5 anos para a região de estudo (dados extraídos do NOAA). Cada tratamento teve n=8 repetições. O experimento durou 30 dias, tempo suficiente para a reprodução dos anfípodes (Machado et al. 2017, Machado et al. 2019).

Cada réplica experimental foi constituída de um aquário de 6 litros de água do mar com uma folha de *S. filipendula* (~20g) e os diferentes tratamentos combinados de temperatura e herbivoria. No cenário com a presença de herbívoros, foram utilizados 6 anfípodes. No início do experimento, todas as repetições estavam a 27°C. Dez dias após o início do experimento, as réplicas do tratamento "onda de calor" foram aquecidas a 32 °C e permaneceram nessa temperatura por 5 dias (Hobday et al., 2016). Após esse período, todas as réplicas do tratamento "onda de calor" retornaram a 27 °C e permaneceram nessa temperatura até o final do experimento. A mudança de temperatura no tratamento "onda de calor" foi gradual, variando 1 °C a cada hora, para evitar os efeitos que mudanças abruptas podem ter no metabolismo de macroalgas e anfípodes. O tratamento com o cenário térmico atual permaneceu em 27 °C durante todo o experimento. A temperatura dos diferentes tratamentos foi controlada por termostatos de 100 W nos tanques de 50 L usados como banhos-maria. Oito tanques foram utilizados com quatro réplicas experimentais de aquários em cada um deles. Cada tanque possuía uma bomba de circulação de ar para garantir que a temperatura permanecesse a mesma em todas as réplicas experimentais. A temperatura de cada aquário foi medida duas vezes ao dia durante todo o experimento. Para mais detalhes do delineamento experimental, veja a Figura 1.

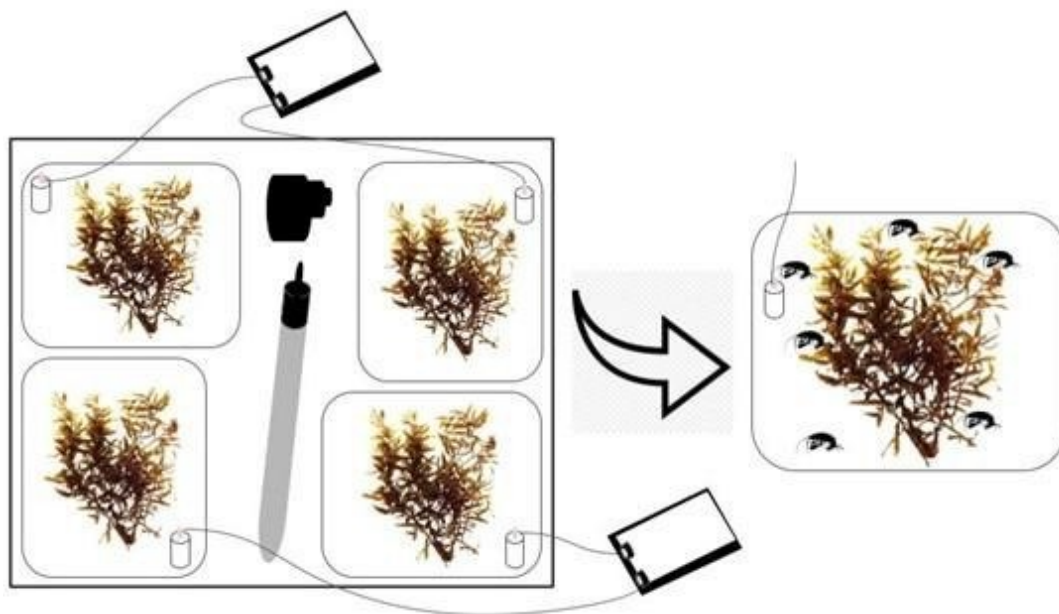


Figura 1- Representação do desenho experimental, mostrando o aquário, termostatos, macroalgas e anfípodes.

O peso úmido inicial das macroalgas foi determinado utilizando uma balança analítica (Shimadzu, modelo AY220, precisão de 0,0001 g). Para remover o excesso de água das amostras, as macroalgas foram removidas dos tanques de aclimação e imediatamente colocadas em uma centrífuga de saladadeira e giradas 10 vezes. Em seguida, as macroalgas foram transferidas para os aquários experimentais e os anfípodes foram adicionados (nos tratamentos com anfípodes presentes). A cada 5 dias, uma troca parcial de água (~5 litros) e limpeza do aquário foram realizadas para manter a qualidade da água experimental. Durante esse processo, sacos de voile de 0,2 mm foram usados para evitar a perda de quaisquer anfípodes ou folhas de algas. A biomassa inicial dos anfípodes foi estimada pela média do peso seco dos outros filhotes das mesmas fêmeas de anfípodes que foram usadas no experimento. Essas amostras foram secas em uma estufa a 70 °C até que nenhuma alteração na biomassa fosse observada (cerca de 4 horas). O peso seco foi então determinado usando uma balança analítica (precisão 0,0001). No final do experimento, todos os mesoherbívoros foram separados das frondes de *S. filipendula* por 5 lavagens cuidadosas das macroalgas. O fundo do aquário também foi inspecionado para garantir que todos os indivíduos fossem coletados. Os anfípodes foram fixados em álcool 70%, e a abundância de cada réplica foi determinada usando um estereomicroscópio. Após esse processo, os anfípodes foram secos em uma estufa a 70 °C por 4 horas e seu peso foi determinado em uma balança analítica. Para macroalgas, o peso úmido final foi obtido de forma semelhante ao início do experimento. A variação da biomassa de macroalgas após o experimento foi considerada como a razão entre a biomassa úmida final e a biomassa inicial. A variação na biomassa de anfípodes foi estimada usando a mesma razão.

2.3 Análise de dados

Para testar se houve diferença na biomassa de *S. filipendula* entre os tratamentos, foi realizada uma Análise de Variância (ANOVA) com 2 fatores: cenário climático (fixo, 2 níveis: cenário atual e cenário de onda de calor) e herbivoria (fixo, 2 níveis: presença e ausência de herbívoros). Um teste post hoc de Tukey foi então realizado para melhor compreender as diferenças encontradas. Para testar se a abundância e a biomassa dos anfípodes variaram entre os cenários atual e de onda de calor, os testes t foram realizados separadamente para cada variável de resposta. Consideramos $\alpha < 0,05$ significativo. Antes de todas as análises, as suposições de normalidade e homogeneidade da variação foram confirmadas por gráficos de dispersão residual. Para a variável de resposta

"biomassa de anfípodes", os dados foram transformados em raiz quadrada para atender às suposições. Todas as análises foram realizadas usando o software R 4.4.2 (R Core Team 2024).

RESULTADOS

A biomassa de *Sargassum filipendula* foi influenciada pela presença dos herbívoros e pelas ondas de calor (Anova, Table 1).

Table 1- Resultados da Análise de Variância para a biomassa de *S. filipendula* para herbívoros e temperatura. Valores em negrito indicam diferença significativa.

Source of variation	df	MS	F	p
Temperature	1	0.401	17.94	0,0002
Herbivore	1	5.104	228.48	<0,0001
Temperature:Herbivore	1	<0,001	0.01	0.9319
Residuals	28	0.022		

Na presença de herbívoros, a biomassa de *S. filipendula* foi cerca de 3 vezes menor do que na ausência de herbívoros (Figura 2A). No cenário de onda de calor, a biomassa foi cerca de 1,3 vezes menor do que em temperatura constante (Figura 2B). Em termos de produtividade secundária, a abundância e a biomassa de *Cymadusa filosa* foram maiores no cenário de temperatura constante do que no cenário de onda de calor. A abundância foi duas vezes maior (teste T, df = 13, t = 7,5784, p < 0,0001, Figura 3A) e a biomassa foi cerca de 1,6 vezes maior (teste T, df = 13, t = 3,6812, p = 0,0028, Figura 3B).

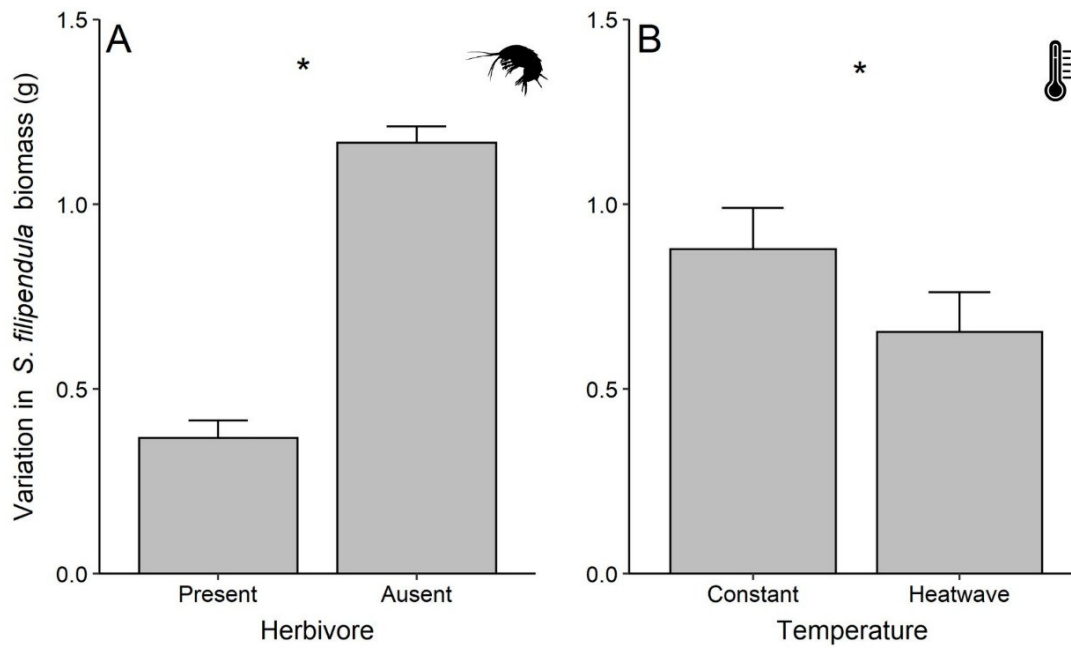


Figura 2- Variação da biomassa (em g) de *Sargassum filipendula* para (A) Herbivoro e (B) Heatwave. Barras de erro representam o erro padrão (SE). * = representa diferenças significativas (Tukey's test, $p < 0.05$).

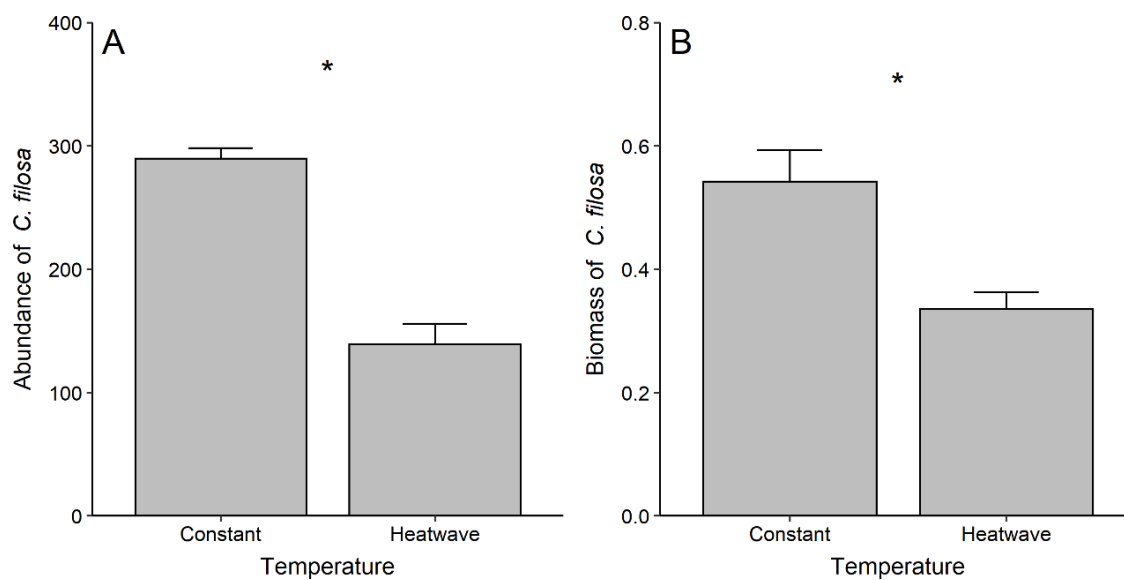


Figura 3- Variação na abundancia (A) e biomassa (B) de *Cymadusa filosa* para temperatura constante e cenários de onda de calor. Barras de erro representam o erro padrão (SE). * = representa diferenças significativas (Tukey's test, $p < 0.05$).

DISCUSSÃO

Nossos resultados mostraram que ondas de calor marinhas alteraram as propriedades do sistema, reduzindo a produtividade primária e secundária. Esses resultados indicam que as mudanças climáticas podem alterar o funcionamento dos ecossistemas marinhos, afetando potencialmente o fluxo de energia e matéria, sua resiliência e os serviços ecossistêmicos.

Este estudo mostra um efeito isolado da herbivoria e das ondas de calor na produtividade primária. Esses efeitos independentes sugerem que tanto fatores abióticos (temperatura) quanto bióticos (herbivoria) desempenham papéis críticos na regulação do funcionamento do ecossistema. A redução da biomassa de algas devido aos herbívoros era esperada, visto que os anfípodes são importantes reguladores da biomassa de algas (Poore et al. 2012) e exercem forte controle de cima para baixo no sistema macroalgas-herbívoros (O'Connor 2009, Poore et al. 2012). O efeito das ondas de calor também era esperado, visto que a temperatura afeta diretamente o metabolismo dos organismos (Brown et al. 2004). Em geral, o aumento da temperatura acelera os processos metabólicos, mas apenas até um certo limite. Uma vez atingido o ótimo térmico desses organismos, pode ocorrer um declínio no desempenho das algas (Nepper-Davidsen et al. 2019), como uma redução no desempenho fisiológico e mudanças na composição química das macroalgas (Bui et al. 2018, Graba-Landry et al. 2020, Urrea-Victoria et al. 2020, Wang et al. 2021, Peres et al. 2023, Fabbri et al. 2023). Temperaturas acima do ótimo térmico comprometem a eficiência fotoquímica máxima do PSII em macroalgas, levando à redução da fotossíntese (Fabbri et al. 2023) e ao crescimento reduzido, como observado em outras espécies do gênero *Sargassum* (*S. swartzii* e *S. cristaefolium*) (Graba-Landry et al. 2020). Quando as ondas de calor excedem esse ótimo térmico, a redução da fotossíntese e do crescimento resultam em diminuição da produtividade primária no sistema. Esses resultados podem explicar a menor biomassa de algas observada nos tratamentos com ondas de calor neste estudo. Resultados semelhantes, mostrando reduções na produtividade primária devido ao aumento da temperatura, também foram relatados em estudos de campo (Smale et al. 2020), reforçando que a temperatura é um importante fator ambiental determinante de processos-chave em comunidades de algas marinhas (Wernberg et al. 2011a, b).

Embora os efeitos da temperatura e da presença de herbívoros tenham sido encontrados separadamente, nossa hipótese de que essas variáveis atuaram em conjunto foi refutada. A taxa de alimentação não parece ser afetada pela onda de calor, visto que o consumo de macroalgas por anfípodes permanece constante independentemente das ondas de calor. Este resultado difere de outros estudos que encontraram um efeito combinado da temperatura e da herbivoria (Werner et al. 2016, Bernal-Ibanez et al. 2022, Castro et al. 2024). Esse efeito pode ser direto, devido ao aumento do consumo de alimentos por herbívoros (Endo et al. 2021, Bernal-Ibanez et al. 2022), ou indireto, devido a alterações na composição de compostos de defesa anti-herbívoros (Poore et al. 2013) ou na microbiota associada a algas (Castro et al. 2024). Como as interações planta-herbívoro tendem a ser mais fortes em ambientes marinhos do que em habitats terrestres (Burkepile, 2013), esperava-se que o aquecimento dos oceanos fortalecesse as interações planta-herbívoros, aumentando a taxa de consumo por herbívoros, reforçando o controle de cima para baixo. Este padrão foi observado em vários grupos de herbívoros, incluindo mesoherbívoros, como ouriços-do-mar (Bernal-Ibanez et al. 2022, Castro et al. 2024) e isópodes (Endo et al. 2021), mas também macroherbívoros vertebrados, como tartarugas e peixes (Carr et al. 2018). Este padrão também foi estudado em anfípodes. O'Connor (2009) relatou um aumento na taxa de alimentação do anfípode *Ampithoe longimana* com o aquecimento, usando as mesmas espécies de macroalgas do nosso estudo. Poore et al. (2013) encontraram o mesmo padrão para o anfípode *Peramphithoe parmerong* alimentando-se de *Sargassum linearifolium*. Embora este padrão pareça ser consistente e tenha sido observado em diferentes grupos de herbívoros e espécies de algas, estudos recentes usando ondas de calor marinhas extremas encontraram resultados semelhantes aos nossos. Bernal-Ibanez et al. (2022) mostraram que, sob ondas de calor marinhas extremas, *Asparagopsis taxiformis* foi significativamente afetada pela temperatura, independentemente do efeito da herbivoria. Este resultado demonstra que os efeitos de eventos extremos, como ondas de calor, podem ser diferentes e mais complexos do que o aquecimento contínuo. Portanto, há necessidade de expandir os estudos com outras espécies de herbívoros e algas para melhor compreender os impactos desses eventos extremos neste sistema, especialmente à medida que se tornam mais frequentes e intensos (Frolicher et al. 2018, Marochi et al. 2022).

A redução na produtividade primária observada neste estudo tem implicações significativas para o funcionamento do sistema marinho e do sistema algas-herbívoros. A

diminuição da biomassa representa a perda ou redução da cobertura do dossel de *Sargassum filipendula*. Reduções na distribuição de macroalgas já foram relatadas em diferentes regiões do mundo (Wernberg et al. 2016 a,b, Feehan et al. 2019, Filbee-Dexter et al. 2020), incluindo a costa brasileira (Gouvea et al. 2020). Especificamente para o gênero *Sargassum*, uma redução em sua distribuição também foi observada em diferentes regiões (Choi et al. 2008, Yong et al. 2021). Além disso, os efeitos negativos relatados do aquecimento no crescimento e na sobrevivência de propágulos e adultos (Zou et al. 2018, Yeh et al. 2021) provavelmente limitarão a capacidade dessas macroalgas de colonizar novas áreas e persistir em seus habitats atuais (Graba-Landry et al. 2020). Essa redução é muito preocupante, pois esse gênero inclui algas formadoras de dossel que facilitam a presença de fauna abundante e diversa, bem como algas epífitas associadas (Coleman & Wernberg 2017, Machado et al. 2019a). A perda de espécies formadoras de habitat compromete as interações positivas que elas mediam nesse sistema, reduzindo assim a biodiversidade local. Esse declínio é preocupante porque a biodiversidade desempenha um papel crucial na estabilidade do ecossistema, mantendo a resiliência e a resistência à invasão (Stachowicz et al. 1999, Oliver et al. 2015). Além da perda de habitat, mudanças na distribuição de macroalgas podem ter impactos significativos nas comunidades locais. A tropicalização, ou a expansão de espécies tropicais para regiões mais frias, pode alterar o funcionamento do ecossistema, alterando interações bióticas importantes, como a herbivoria (Komatsu et al. 2014), ou reduzindo a área de distribuição de espécies temperadas (Li & Du 2024). Portanto, os efeitos das ondas de calor marinhas sobre espécies importantes, como as algas, são particularmente preocupantes, pois podem se propagar por todo o ecossistema (Wernberg et al. 2016).

A redução da produtividade primária reduz a quantidade de energia e matéria disponível no sistema, que é transferida para níveis tróficos superiores. Essa redução poderia ser potencialmente compensada por um aumento na eficiência de transferência ao longo da teia alimentar (Eddy et al. 2021). A eficiência de transferência pode ser definida como a proporção de energia transferida entre nós em redes tróficas, representando a razão entre a produção em um nível trófico e o nível inferior (Lindeman 1942, Eddy et al. 2021). Portanto, o aumento dessa eficiência poderia manter a produtividade secundária no sistema. No entanto, a eficiência da transferência de energia tende a diminuir com as mudanças climáticas (Pontavice et al. 2020), comprometendo ainda mais a produtividade primária e secundária. Estudos sobre a redução da cobertura

do dossel de *Sargassum* spp. relataram uma redução de quase 81% na produção secundária da fauna associada (Chen et al. 2021). Nossos resultados corroboram essas descobertas, pois a redução na biomassa de *S. filipendula* levou a uma diminuição na produtividade secundária em nosso sistema, o que se refletiu na redução da abundância e da biomassa do anfípode *Cymadusa filosa*. Em cenários de ondas de calor, a abundância foi reduzida pela metade e a biomassa foi aproximadamente 1,6 vezes menor. A maior redução na produtividade secundária em comparação com a produtividade primária destaca que os consumidores tendem a ser mais afetados pelas mudanças de temperatura do que os produtores (Gillooly et al. 2001, Ito et al. 2019). Estudos mostram que o aquecimento dos oceanos afeta a aptidão dos consumidores, alterando as taxas de sobrevivência, crescimento e reprodução (Xue et al. 2018, Ledet et al. 2018, Ledet et al. 2021). O declínio mais significativo na abundância em comparação com a biomassa se deve a eventos generalizados de mortalidade causados pelo aquecimento extremo (Garrahou et al. 2009). Em crustáceos como *C. filosa*, o aquecimento aumenta as taxas respiratórias até um limite, além do qual as taxas respiratórias diminuem, potencialmente levando à mortalidade (Pörtner & Knust, 2007). Esse padrão já foi observado em crustáceos peracáridos (Ito et al. 2009), incluindo anfípodes (Xue et al. 2021). Com menos herbívoros no sistema, espera-se uma pressão reduzida de herbivoria, liberando as algas do controle de cima para baixo. Esse resultado pode explicar os efeitos isolados observados de ondas de calor e herbivoria na produtividade primária.

Além da redução na abundância, as ondas de calor também parecem limitar o crescimento e o desenvolvimento de *C. filosa*, diminuindo sua biomassa. Embora um aumento na taxa de alimentação fosse esperado com base na teoria metabólica (Brown et al. 2004), esse efeito parece atenuado quando se consideram os processos em nível de sistema, já que o aumento do consumo nem sempre é convertido em biomassa. No sistema de anfípodes *Gammarus* spp. e algas, um aumento na taxa de alimentação foi observado com o aquecimento, mas esse consumo não foi convertido em produtividade secundária (Gilson et al. 2021). Reduções na produtividade secundária também foram observadas em outras espécies de anfípodes, como *Sunamphitoe parmerong* (Ledet et al. 2018) e *Eogammarus possjeticus* (Xue et al. 2018, Xue et al. 2021). No entanto, um padrão consistente na resposta da produtividade secundária dos anfípodes ao aquecimento ainda não foi identificado, visto que diferentes efeitos foram observados para diferentes espécies (Pansch et al. 2018). Mudanças na biomassa dentro deste grupo têm implicações

significativas para as teias alimentares, reduzindo a energia e a matéria que atingem níveis tróficos mais altos (Ritter & Bourne 2024). Dado o importante papel trófico dos anfípodes em sistemas costeiros (Bruno & O'Connor 2005, Ritter & Bourne 2024), mudanças em sua abundância ou produtividade podem ter impactos significativos na dinâmica e estabilidade dos ecossistemas marinhos. Como resultado, muitos estudos estão sendo conduzidos para entender melhor como esses organismos respondem no contexto das mudanças climáticas globais. Os anfípodes são amplamente distribuídos em ambientes marinhos, de mares rasos a profundos (Hughes & Ahyong 2016, Serejo & Siqueira 2018) e de regiões polares a tropicais. No entanto, a maioria desses estudos se concentrou em regiões frias (polares ou temperadas), deixando lacunas significativas em nosso conhecimento sobre ecossistemas tropicais e subtropicais. Esses ambientes são altamente vulneráveis às mudanças climáticas, especialmente porque seus organismos estão mais próximos de seus limites térmicos (Vinagre et al. 2018). Nesse sentido, este estudo fornece insights importantes sobre como ondas de calor marinhas podem alterar o funcionamento de ecossistemas de macroalgas e mesoherbívoros em latitudes mais baixas.

Os resultados deste estudo mostram que ondas de calor marinhas podem afetar diretamente a produtividade primária de macroalgas e a produtividade secundária de herbívoros associados, com consequências significativas para o funcionamento do ecossistema marinho. A redução na produtividade primária causada por ondas de calor sugere que esses eventos extremos podem comprometer a capacidade das macroalgas de sustentar a base da teia alimentar costeira, bem como facilitar a ocorrência de uma comunidade fital abundante e diversa. Embora nosso experimento tenha tido um curto período de tempo, estudos de longo prazo mostraram que florestas de algas marinhas expostas a ondas de calor marinhas prolongadas não se recuperaram, levando a um estado ecossistêmico persistentemente alterado com baixa produtividade primária (Thomsen et al. 2019). A redução na biomassa de macroalgas afeta os serviços ecossistêmicos que elas fornecem, como o armazenamento de carbono (Mystakidis et al. 2016). Ecossistemas costeiros vegetados, como bancos de macroalgas, desempenham um papel importante na produção de oxigênio e no sequestro de dióxido de carbono (CO₂), que é armazenado como biomassa (Krause-Jensen & Duarte, 2016; Krause-Jensen et al. 2018). Ao armazenar o carbono azul, as macroalgas fornecem um serviço crucial para a regulação climática (Zwerschke et al. 2021; Zulpikar et al. 2024), sendo consideradas uma das soluções baseadas na natureza (NbS) (Pessarrodona et al., 2023). Os anfípodes também

desempenham um papel fundamental no funcionamento dos ecossistemas marinhos, ocupando diversas regiões do oceano e desempenhando papéis-chave nas teias alimentares. Neste estudo, constatamos que ondas de calor também podem afetar esses organismos, alterando a produtividade secundária do sistema. Portanto, esses resultados destacam que eventos climáticos extremos, como ondas de calor marinhas, podem comprometer não apenas a produtividade primária e secundária, mas também a integridade das teias alimentares costeiras, com potenciais consequências de longo prazo para os serviços ecossistêmicos. Assim, a necessidade de conter as mudanças climáticas, bem como garantir a preservação dos bancos de macroalgas e comunidades associadas, torna-se crítica para a manutenção do funcionamento dos ecossistemas marinhos.

REFERÊNCIAS

Amsler DC, McClintock BJ, Baker J B (2012) Amphipods exclude filamentous algae from the Western Antarctic Peninsula benthos: Experimental evidence. *Polar Biol* 35:171–177

Appellhans YS, Thomsen J, Opitz S, Pansch C, Melzner F, Wahl M (2014) Juvenile sea stars exposed to acidification decrease feeding and growth with no acclimation potential. *Mar Ecol Prog Ser* 509:227–239

Atkinson J, King NG, Wilmes SB, Moore PJ (2020) Summer and winter marine heatwaves favor an invasive over native seaweeds. *J Phycol* 56(6):1591–1600

Balloor N, Appadoo C (2017) Effect of acidified seawater and high temperature on the survival and behaviour of supralittoral and sublittoral amphipods (Crustacea). *WIO J Mar Sci* 16:1–11

Bernal-Ibáñez A, Gestoso I, Ramalhosa P, Campanati C, Cacabelos E (2022) Interaction of marine heatwaves and grazing on two canopy-forming algae. *J Exp Mar Biol Ecol* 556:151795

Bernal-Ibáñez A, Gestoso I, Wirtz P, Kaufmann M, Serrão EA, Canning-Clode J, Cacabelos E (2021) The collapse of marine forests: Drastic reduction in populations of the family Sargassaceae in Madeira Island (NE Atlantic). *Reg Environ Change* 21:71

Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85:1771–1789

Bruno JF, O'Connor MI (2005) Cascading effects of predator diversity and omnivory in a marine food web. *Ecol Lett* 8:1048–1056

Bui H, Luu T, Fotadar R (2018) Effects of temperature and pH on the growth of *Sargassum linearifolium* and *S. podacanthum* in potassium-fortified inland saline water. *Am J Appl Sci* 15:186–197

Burkepile DE (2013) Comparing aquatic and terrestrial grazing ecosystems: Is the grass really greener? *Oikos* 122:306–312

Carneiro IM, Diaz RS, Bertocci I, Széchy MTM (2021) The Fucales Index: A new tool for monitoring subtidal rocky habitats, and its application to an Atlantic bay subjected to nuclear power plant's effluents. *Mar Pollut Bull* 172:112804

Carr L, Bruno JF (2013) Warming increases the top-down effects and metabolism of a subtidal herbivore. *PeerJ* 1:e109

Casado-Amezúa P, Araújo R, Bárbara I, Bermejo R, Borja Á, Díez I, Martínez B (2019) Distributional shifts of canopy-forming seaweeds from the Atlantic coast of Southern Europe. *Biodivers Conserv* 28:1151–1172

Castro LC, Vergés A, Straub SC, Campbell AH, Coleman MA, Wernberg T, Marzinelli EM (2024) Effect of marine heatwaves and warming on kelp microbiota influence trophic interactions. *Mol Ecol* 33(5):e17267

Chen YY, Cooper P, Fulton CJ, Fox RJ (2021) Quantifying epifaunal secondary production within tropical macroalgal meadows: Seasonality and sensitivity to canopy structure. *Limnol Oceanogr* 66(12):4267–4284

Cheng L, Abraham J, Trenberth KE, Fasullo J, Boyer T, and others (2021) Upper ocean temperatures hit record high in 2020. *Adv Atmos Sci* 38:523–530

Choi HG, Lee KH, Yoo HI, Kang PJ, Kim YS, Nam KW (2008) Physiological differences in the growth of *Sargassum horneri* between the germling and adult stages. *J*

Coleman MA, Wernberg T (2017) Forgotten underwater forests: The key role of fucoids on Australian temperate reefs. *Ecol Evol* 7:8406–8418

Cruz-Rivera E, Hay ME (2000) Can quantity replace quality? Food choice, compensatory feeding, and fitness of marine mesograzers. *Ecology* 81:201–219

De la Hoz CF, Ramos E, Puente A, Juanes JA (2019) Climate change-induced range shifts in seaweed distributions in Europe. *Mar Environ Res* 148:1–11

Du Pontavice H, Gascuel D, Reygondeau G, Maureaud A, Cheung WW (2020) Climate change undermines the global functioning of marine food webs. *Glob Change Biol* 26(3):1306–1318

Duffy JE, Benedetti-Cecchi L, Trinanes J, Muller-Karger FE, Ambo-Rappe R, Boström C, Buschmann AH, and others (2019) Toward a coordinated global observing system for seagrasses and marine macroalgae. *Front Mar Sci* 6

Eddy TD, Bernhardt JR, Blanchard JL, Cheung WW, Colléter M, Du Pontavice H, Watson RA, and others (2021) Energy flow through marine ecosystems: Confronting transfer efficiency. *Trends Ecol Evol* 36(1):76–86

Egilsdottir H, Spicer JJ, Rundle SD (2009) The effect of CO₂-acidified seawater and reduced salinity on aspects of the embryonic development of the amphipod *Echinogammarus marinus* (Leach). *Mar Pollut Bull* 58:1187–1191

Endo H, Sato Y, Kaneko K, Takahashi D, Nagasawa K, Okumura Y, Agatsuma Y (2021) Ocean warming combined with nutrient enrichment increases the risk of herbivory during cultivation of the marine macroalga *Undaria pinnatifida*. *ICES J Mar Sci* 78(1):402–409

Fabbrizzi E, Munari M, Frascchetti S, Arena C, Chiarore A, Cannavacciuolo A, Tamburello L (2023) Canopy-forming macroalgae can adapt to marine heatwaves. *Environ Res* 238:117218

Feehan CJ, Grace SP, Narvaez CA (2019) Ecological feedbacks stabilize a turf-

dominated ecosystem at the southern extent of kelp forests in the Northwest Atlantic. *Sci Rep* 9(1):7078

Fernandez-Gonzalez J, Sanchez-Jerez P (2014) First occurrence of *Caprella scaura* Templeton, 1836 (Crustacea: Amphipoda) on off-coast fish farm cages in the Mediterranean Sea. *Helgol Mar Res* 68:187–191

Filbee-Dexter K, Wernberg T, Grace SP, Thormar J, Fredriksen S, Narvaez CN, Norderhaug KM (2020) Marine heatwaves and the collapse of marginal North Atlantic kelp forests. *Sci Rep* 10(1):13388

Frölicher TL, Fischer EM, Gruber N (2018) Marine heatwaves under global warming. *Nature* 560:360–364

Gao G, Zhao X, Jiang M, Gao L (2021) Impacts of marine heatwaves on algal structure and carbon sequestration in conjunction with ocean warming and acidification. *Front Mar Sci* 8:758651

Garrabou J, Coma R, Bensoussan N, Bally M, Chevaldonne P, Cigliano M, and others (2009) Mass mortality in northwestern Mediterranean rocky benthic communities: Effects of the 2003 heatwave. *Glob Change Biol* 15(5):1090–1103

Gianni F, Bartolini F, Pey A, Laurent M, Martins GM, Airoidi L, Mangialajo L (2017) Threats to large brown algal forests in temperate seas: The overlooked role of native herbivorous fish. *Sci Rep* 7:1–13

Gillooly JF, Charnov EL, West GB, Savage VM, Brown JH (2001) Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293:2248–2251

Gilson AR, Smale DA, O'Connor N (2021) Ocean warming and species range shifts affect rates of ecosystem functioning by altering consumer–resource interactions. *Ecology* 102(5):e03341

Gorman D, Horta P, Flores AAV, Turra A, Berchez FAS, et al. (2019) Decadal losses of canopy-forming algae along the warm temperate coastline of Brazil. *Glob Change Biol* 26:1446–1457

Gouvêa LP, Assis J, Gurgel CFD, Serrão EA, Silveira TCL, Santos R, Duarte CM, et al. (2020) Golden carbon of *Sargassum* forests revealed as an opportunity for climate change mitigation. *Sci Total Environ* 729:138745

Graba-Landry AC, Loffler Z, McClure EC, Pratchett MS, Hoey AS (2020) Impaired growth and survival of tropical macroalgae (*Sargassum* spp.) at elevated temperatures. *Coral Reefs* 39:475–486

Gutow L, Poore AGB, Díaz Poblete MA, Villalobos V, Thiel M (2020) Small burrowing amphipods cause major damage in a large kelp. *Proc R Soc B* 287:20200330

Hansson LA, Ekvall MK, He L, Li Z, Svensson M, Urrutia-Cordero P, Zhang H (2020) Different climate scenarios alter dominance patterns among aquatic primary producers in temperate systems. *Limnol Oceanogr* 65(10):2328–2336

Hobday AJ, Alexander LV, Perkins SE, Smale DA, Straub SC, Oliver ECJ, and others (2016) A hierarchical approach to defining marine heatwaves. *Prog Oceanogr* 141:227–238

Hughes LE, Ahyong ST (2016) Collecting and processing amphipods. *J Crustac Biol* 36:584–588

IPCC (2021) Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Working Group I Contribution to the IPCC Sixth Assessment Report.

Ito M, Scotti M, Franz M, Barbozal FR, Buchholz B, Zimmer M, Guy-Haim T, Wahl M (2019) Effects of temperature on carbon circulation in macroalgal food webs are mediated by herbivores. *Mar Biol* 166:158

Kendrick GA, Nowicki RJ, Olsen YS, Strydom S, Fraser MW, Sinclair EA, and others (2019) A systematic review of how multiple stressors from an extreme event drove ecosystem-wide loss of resilience in an iconic seagrass community. *Front Mar Sci* 6:455

Komatsu T, Fukuda M, Mikami A, Mizuno S, Kantachumpoo A, Tanoue H, Kawamiya M (2014) Possible change in distribution of seaweed, *Sargassum horneri*, in northeast Asia under A2 scenario of global warming and consequent effect on some fish. *Mar Pollut Bull* 85(2):317–324

Krause-Jensen D, Duarte C (2016) Substantial role of macroalgae in marine carbon sequestration. *Nat Geosci* 9:737–742

Krause-Jensen D, Lavery P, Serrano O, Marbà N, Masque P, Duarte CM (2018) Sequestration of macroalgal carbon: The elephant in the Blue Carbon room. *Biol Lett* 14:20180236

Ledet J, Byrne M, Poore AGB (2018) Temperature effects on a marine herbivore depend strongly on diet across multiple generations. *Oecologia* 187:483–494

Ledet J, Campbell H, Byrne M, Poore AGB (2015) Differential tolerance of species alters the seasonal response of marine epifauna to extreme warming. *Sci Total Environ* 797:149215

Levin LA, Le Bris N (2015) The deep ocean under climate change. *Science* 350(6262):766–768

Li JJ, Du XK (2024) Will climate change cause *Sargassum* beds in temperate waters to expand or contract? Evidence from the range shift pattern of *Sargassum*. *Mar Environ Res* 200:106659

Lima FP, Wetthey DS (2012) Three decades of high-resolution coastal sea surface temperatures reveal more than warming. *Nat Commun* 3:1–13

Lindeman RL (1942) The Trophic-Dynamic Aspect of Ecology. *Ecology* 23:399–417

Machado GBO, Ferreira AP, Bueno M, Siqueira SGL, Leite FPP (2019a) Effects of macroalgal host identity and predation on an amphipod assemblage from a subtropical rocky shore. *Hydrobiologia* 836:65–81

Machado GBO, Ferreira AP, Leite FPP (2019b) Testing the importance of predation refuge vs. food quality in determining the use of macroalgal hosts by a generalist marine mesograzers. *Mar Biol* 166:55

Machado GBO, Siqueira SGL, Leite FPP (2017) Abundance, performance, and feeding preference of herbivorous amphipods associated with a host macroalga-epiphyte

system. *J Exp Mar Biol Ecol* 486:328–335

Marin M, Feng M, Phillips HE, Bindoff NL (2021) A global, multiproduct analysis of coastal marine heatwaves: Distribution, characteristics and long-term trends. *J Geophys Res Oceans* 126:e2020JC016708

Marochi MZ, De Grande FR, Pardo JCF, Montegro A, Costa TM (2022) Marine heatwave impacts on newly-hatched planktonic larvae of an estuarine crab. *Estuar Coast Shelf Sci* 278:108122

Martínez B, Radford B, Thomsen MS, Connell SD, Carreño F, Bradshaw CJA, and others (2018) Distribution models predict large contractions of habitat-forming seaweeds in response to ocean warming. *Divers Distrib* 24:1350–1366

Mayer-Pinto M, Ignacio BL, Széchy MTM, Viana MS, Curbelo-Fernandez MP, and others (2012) How much is too little to detect impacts? A case study of a nuclear power plant. *PLoS One* 7:e47871

McCourt RM (1984) Seasonal patterns of abundance, distributions, and phenology in relation to growth strategies of three *Sargassum* species. *J Exp Mar Biol Ecol* 74:141–156

Mertens NL, Russell BD, Connell SD (2015) Escaping herbivory: ocean warming as a refuge for primary producers where consumer metabolism and consumption cannot pursue. *Oecologia* 179:1223–1229

Mystakidis S, Davin EL, Gruber N, Seneviratne SI (2016) Constraining future terrestrial carbon cycle projections using observation-based water and carbon flux estimates. *Glob Change Biol* 22:2198–2215

Nepper-Davidsen J, Andersen DT, Pedersen MF (2019) Exposure to simulated heatwave scenarios causes long-term reductions in performance in *Saccharina latissima*. *Mar Ecol Prog Ser* 630:25–39

O'Connor MI (2009) Warming strengthens an herbivore–plant interaction. *Ecology* 90:388–398

Oliveira Filho EC, Berchez FA (1978) Algas marinhas bentônicas da Baía de Santos: alterações da flora no período de 1957–1978. *Bol Bot* 6:49–59

Oliver ECJ, Burrows MT, Donat MG, Alexander LV, Perkins-Kirkpatrick SE, Benthuisen JA, and others (2019) Projected marine heatwaves in the 21st century and the potential for ecological impact. *Front Mar Sci* 6:734

Oliver TH, Heard MS, Isaac NJB, Roy DB, Procter D, Eigenbrod F, and others (2015) Biodiversity and resilience of ecosystem functions. *Trends Ecol Evol* 30:673–684

Pansch C, Scotti M, Al-Janabi FRB, Franz M, Ito M, Brakel J, and others (2018) Heat waves and their significance for a temperate benthic community: a near-natural experimental approach. *Glob Change Biol* 24:4357–4367

Peres LMC, Gouvêa LP, Hayden J, Burle G, Bastos E, Carneiro A, Horta PA (2023) Effects of ocean warming and pollution on *Sargassum* forests. *Mar Environ Res* 191:106167

Pessarrodona A, Assis J, Filbee-Dexter K, Burrows MT, Gattuso JP, Duarte CM, and others (2022) Global seaweed productivity. *Sci Adv* 8:eabn2465

Pessarrodona A, Franco-Santos RM, Wright LS, Vanderkluft MA, Howard J, Pidgeon E, and others (2023) Carbon sequestration and climate change mitigation using macroalgae: a state of knowledge review. *Biol Rev* 98:1945–1971

Poore AGB, Campbell AH, Coleman RA, Edgar GJ, Jormalainen V, Reynolds PL, and others (2012) Global patterns in the impact of marine herbivores on benthic primary producers. *Ecol Lett* 15:912–922

Poore AGB, Graba-Landry A, Favret M, Brennand HS, Byrne M, Dworiansyn SA (2013) Direct and indirect effects of ocean acidification and warming on a marine plant–herbivore interaction. *Oecologia* 173:1113–1124

Pörtner HO, Knust R (2007) Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance. *Science* 315:95–97

R Core Team (2024) R: A language and environment for statistical computing. R

Reid PC, Fischer AC, Lewis-Brown E, Meredith MP, Sparrow M, Andersson AJ, and others (2009) Impacts of the oceans on climate change. *Adv Mar Biol* 56:1–150

Ritter CJ, Bourne DG (2024) Marine amphipods as integral members of global ocean ecosystems. *J Exp Mar Biol Ecol* 572:151985

Saha M, Barboza FR, Somerfield PJ, Al-Janabi B, Beck M, Brakel J, and others (2020) Response of foundation macrophytes to near-natural simulated marine heatwaves. *Glob Change Biol* 26:417–430

Sampaio E, Rodil IF, Vaz-Pinto F, Fernandez A, Arenas F (2017) Interaction strength between different grazers and macroalgae mediated by ocean acidification over warming gradients. *Mar Environ Res* 125:25–33

Serejo CS, Siqueira SGL (2018) Catalogue of the Order Amphipoda from Brazil (Crustacea Peracarida): suborders Amphilochidea Senticaudata and order Ingolfiellida. *Zootaxa* 4431:1–139

Smale DA, Pessarrodona A, King N, Burrows MT, Yunnice A, Vance T, Moore P (2020) Environmental factors influencing primary productivity of the forest-forming kelp *Laminaria hyperborea* in the northeast Atlantic. *Sci Rep* 10:12161

Stachowicz JJ, Whitlatch RB, Osman RW 1999 Species diversity and invasion resistance in a marine ecosystem. *Science* 286(5444):1577–1579

Straub SC, Wernberg T, Marzinelli EM, Vergés A, Kelaher BP, Coleman MA 2022 Persistence of seaweed forests in the Anthropocene will depend on warming and marine heatwave profiles. *J Phycol* 58(1):22–35

Straub SC, Wernberg T, Thomsen MS, Moore PJ, Burrows MT, Harvey BP, Smale DA 2019 Resistance, extinction, and everything in between – the diverse responses of seaweeds to marine heatwaves. *Front Mar Sci* 6:763

Sudatti DB, Fujii MT, Rodrigues SV, Turra A, Pereira RC 2011 Effects of abiotic factors on growth and chemical defenses in cultivated clones of *Laurencia dendroidea* J

Agardh (Ceramiales, Rhodophyta). Mar Biol 158:1439–1446

Sunday JM, Bates AE, Dulvy NK 2012 Thermal tolerance and the global redistribution of animals. Nat Clim Chang 2:686–690

Széchy MTM, Koutsoukos VS, Barboza CAM 2017 Long-term decline of brown algal assemblages from southern Brazil under the influence of a nuclear power plant. Ecol Indic 80:258–267

Széchy MTM, Paula EJ 2000 Padrões estruturais quantitativos de bancos de *Sargassum* (Phaeophyta, Fucales) do litoral dos estados do Rio de Janeiro e São Paulo, Brasil. Rev Bras Bot 23:121–132

Tait LW, Thorat F, Pinkerton MH, Thomsen MS, Schiel DR 2021 Loss of giant kelp, *Macrocystis pyrifera*, driven by marine heatwaves and exacerbated by poor water clarity in New Zealand. Front Mar Sci 8:721087

Tanaka MO, Leite FPP 2003 Spatial scaling in the distribution of macrofauna associated with *Sargassum stenophyllum* (Mertens) Martius: analyses of faunal groups, gammarid life habits, and assemblage structure. J Exp Mar Biol Ecol 293:1–22

Thibaut T, Pinedo S, Torras X, Ballesteros E 2005 Long-term decline of the populations of Fucales (*Cystoseira* spp. and *Sargassum* spp.) in the Albères coast (France, Northwestern Mediterranean). Mar Pollut Bull 50:1472–1489

Thomsen MS, Mondardini L, Alestra T, Gerrity S, Tait L, South PM et al. 2019 Local extinction of bull kelp (*Durvillaea* spp.) due to a marine heatwave. Front Mar Sci 6:84

Urrea-Victoria V, Nardelli AE, Floh EIS, Chow F 2020 *Sargassum stenophyllum* (Fucales, Ochrophyta) responses to temperature short-term exposure: photosynthesis and chemical composition. Rev Bras Bot 43:733–745

Van Alstyne KL, Pelletreau KN, Kirby A 2009 Nutritional preferences override chemical defenses in determining food choice by a generalist herbivore, *Littorina sitkana*. J Exp Mar Biol Ecol 379:85–91

Vergés A, McCosker E, Mayer-Pinto M, Coleman MA, Wernberg T, Ainsworth T, Steinberg PD 2019 Tropicalization of temperate reefs: implications for ecosystem functions and management actions. *Funct Ecol* 33(6):1000–1013

Vergés A, Steinberg PD, Hay ME, Poore AG, Campbell AH, Ballesteros E, Heck KL, Booth DJ, Coleman MA, Feary DA 2014 The tropicalization of temperate marine ecosystems: climate-mediated changes in herbivory and community phase shifts. *Proc R Soc B* 281(1789):20140846

Vinagre C, Mendonça V, Cereja R, Abreu-Afonso F, Dias M, Mizrahi D, Flores AAV 2018 Ecological traps in shallow coastal waters—potential effect of heatwaves in tropical and temperate organisms. *PLoS One* 13:e0192700

Wang Y, Zhong Z, Qin S, Li J, Li J, Liu Z 2021 Effects of temperature and light on growth rate and photosynthetic characteristics of *Sargassum horneri*. *J Ocean Univ China* 20:101–110

Wernberg T, Bennett S, Babcock RC, de Bettignies T, Cure K, Depczynski M et al. 2016a Climate-driven regime shift of a temperate marine ecosystem. *Science* 353(6295):169–172

Wernberg T, de Bettignies T, Joy BA, Finnegan PM 2016b Physiological responses of habitat-forming seaweeds to increasing temperatures. *Limnol Oceanogr* 61(6):2180–2190

Wernberg T, Filbee-Dexter K 2019 Missing the marine forest for the trees. *Mar Ecol Prog Ser* 612:209–215

Wernberg T, Thomsen MS, Tuya F, Kendrick GA, Staehr PA, Toohey BD 2010 Decreasing resilience of kelp beds along a latitudinal temperature gradient: potential implications for a warmer future. *Ecol Lett* 13:685–694

Werner FJ, Graiff A, Matthiessen B 2016 Temperature effects on seaweed-sustaining top-down control vary with season. *Oecologia* 180:889–901

Xue S, Mao Y, Li J, Fang J, Zhao F 2021 Effects of rising temperature on growth and energy budget of juvenile *Eogammarus possjeticus* (Amphipoda: Anisogammaridae).

Xue S, Yuze M, Jiaqi L, Zhu L, Fang J, Zhao F 2018 Life history responses to variations in temperature by the marine amphipod *Eogammarus possjeticus* (Gammaridae) and their implications for productivity in aquaculture. *Hydrobiologia* 814:133–145

Yeh HY, Libatique MJ, Liao ZH, Nan FH, Lee MC 2021 Environmental factors impact the early life stages of *Sargassum ilicifolium* in laboratory. *Algal Res* 56:102306

Zarco-Perello S, Wernberg T, Langlois TJ, Vanderklift MA 2017 Tropicalization strengthens consumer pressure on habitat-forming seaweeds. *Sci Rep* 7:820

Zou XX, Xing SS, Su X, Zhu J, Huang HQ, Bao SX 2018 The effects of temperature, salinity and irradiance upon the growth of *Sargassum polycystum* C Agardh (Phaeophyceae). *J Appl Phycol* 30:1207–1215

Zulpikar F, Sondak CF, Sirait M, Pribadi TD, Lideman, Prasetya H et al. 2024 Assessing the potential of macroalgae-based carbon sequestration in Indonesia. *Coast Manag* 52(4–5):234–249

Zwerschke N, Sands CJ, Roman-Gonzalez A, Barnes DK, Guzzi A, Jenkins S et al. 2022 Quantification of blue carbon pathways contributing to negative feedback on climate change following glacier retreat in West Antarctic fjords. *Glob Chang Biol* 28(1):8–20